Распространение. Крым, Предкавказье, Кавказ и Закавказье. Южная граница ареала проходит за пределами территории СССР и наметить ее (даже предположительно) не представляется возможным. Сборы из феромонных ловушек получены из Крыма (Доброе), Краснодарского края (Славянск-на-Кубани, Тимашевск, Тихорецк, Краснодар, Крымск, Геленджик, Динск, Дагомыс), Ставропольского края (Невинномыск, Круглолесское, Черкесск, Пятигорск), Грузии (Сухуми, Тбилиси, Лагодехи) и Азербайджана (Белоканы, Катех, Баку).

Козлов М. В. Полиморфизм и географическая изменчивость листовертки Archips podana Scop. (Lepidoptera, Tortricidae) // Проблемы микроэволюции.— М.: Наука, 1988.— С. 61.

Козлов М. В., Моторкин М. Е. Индивидуальная изменчивость гениталий самцов всеядной листовертки // Бюл. Всесоюз. НИИ защиты растений.— 1987.— № 68.— С. 53—55.

Козлов М. В., Моторкин М. Е. Использование синтетических половых аттрактантов для изучения фенетической структуры популяций всеядной листовертки в Восточной Грузии // Феромоны насекомых и разработка путей их практического использования.— Л., 1988.— С. 23—30.

Козлов М. В., Моторкин М. Е. Географическая изменчивость всеядной листовертки Archips podana Scop. (Lepidoptera, Tortricidae) // Зоол. журн.— 1990.— **69, № 7.**

Всесоюзный НИИ защиты растений (Ленинград)
Педагогический институт (Зугдиди)

Получено 22.12.89

A New Subspecies of Archips podana (Lepidoptera, Tortricidae) from the Caucasus. Kozlov M. V., Esartia G. K.— Vestn. zool., 1991, N 1.— *Archips podana meridiana* ssp. n. is described from Lagodekhi Nature Reserve, East Georgia. From nomenotypic subspecies it differs in certain characters of the male genitalia (aedeagus dentition peculiarities). Type material is deposited in the Zoological Institute, Leningrad.

УДК 599.323.4

И. В. Загороднюк

КАРИОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ 46-ХРОМОСОМНЫХ ФОРМ ПОЛЕВОК ГРУППЫ MICROTUS ARVALIS (RODENTIA): ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА

В течение последних 20 лет в результате интенсивных кариологических исследований политипического вида *Microtus arvalis* из него в качестве самостоятельных видов был выделен ряд периферийных форм — *Microtus transcaspicus* (2n=52), *M. mongolicus* (2n=50), *M. kirgisorum* (2n=54), *M. kermanensis* (2n indat.) и широкосимпатричный с собственно *M. arvalis* (2n=46) её вид-двойник *M. rossiaemeridionalis* (2n=54).

Преимущественное применение для целей диагностики кариологических методов анализа привело к накоплению огромного фактологического материала по кариотипической изменчивости 46-хромосомных *M. arvalis*. Первоначальное подразделение этого политипического вида на две хромосомных расы — "*arvalis*" и "*obscurus*" (Орлов, Малыгин, 1969) сменилось затем признанием широкого NF-полиморфизма (Kral, Liapunova, 1975). По мере накопления новых данных складывалось впечатление, что эта широчайшая изменчивость (NF=58—90) имеет тенденцию к клинальности с элементами мозаичности. Возвращение к вопросу о её характере и таксономическом значении привело к признанию тех же двух первоначально выделенных рас, но теперь уже в более широкой трактовке — группа форм с малым ("*arvalis*", NF=80—90) и большим ("*obscurus*", NF=66—74) числом пар акроцентрических аутосом (Малыгин, 1983).

Новые описания хромосомного полиморфизма этого вида (Gamperl, 1982; Ляпунова, Ахвердян, 1986) заметно усилили представления об искусственности такого под-

разделения, а различия в географическом распространении рас с разным числом *С*-блоков (Загороднюк, 1985) и отдельных хромосомных мутаций, напротив, позволили признать его таксономическую гетерогенность (Загороднюк, 1990). Возникла настоятельная необходимость ревизии данных по кариотипической изменчивости 46-хромосомных *Microtus arvalis* s. l. (далее по тексту просто *arvalis* s. l.) как основы изучения изменчивости и построения системы хромосомно дифференцированных видов-двойников.

Материал и методика. Материал по изменчивости 46-хромосомных *Microtus arvalis* s. l. был накоплен в результате кариолого-фаунистических исследований Arvicolinae, проводившихся в отделе популяционной экологии и биогеографии Института зоологии АН УССР при участии автора. Изучены кариотипы *M. arvalis* s. l. из следующих местностей:

iphigeniae Heptner — Украина, Крымская обл., Симферопольский р-н, 5 км южнее пос. Доброе, (северный макросклон Крымских гор, поляны в лесу): 3 ♀ (N 252—254), leg. И. Г. Емельянов, 18.07.1986; там же окр. Симферополя, ♀ (N 629), leg. С. И. Золотухина, 07.1990;

brevirostris Ognev — Северная Осетия, окр. г. Владикавказ (Северный макросклон Кавказских гор, опушка леса): ♀ (N 319 = N 11139 в кол. ЗМ ИЗУ) и ♂ (N 320 = N 11140 в кол. ЗМ ИЗУ), leg. С. В. Межжерин, 1.07.1987;

transuralensis Serebrennicov — Россия, Оренбургская обл., окр. пос. Курлин (Южный Урал, степи): ♂ (N 240) и 2 ♀ (N 241, 242), leg. С. И. Золотухина, 20.06.1986;

transuralensis Serebrennicov — Россия, Саратовская обл., окр. с. Белогорное (Правобережье Волги, поля): ♀ (N 245), leg. С. И. Золотухина, 24.06.1986;

obscurus Eversmann — Россия, Горно-Алтайская АО, окр. пос. Черга (долина реки Катунь, поляны в лесу): 5 ♂ и 5 ♀ (N 574, 576—582, 620—621), leg. С. В. Межжерин, 06.1989.

duplicatus Miller — Россия, Тверская обл., Нелидовский р-н, 20 км сев.-вост. г. Нелидово (Центральный Лесной Заповедник, мокрые луга около усадьбы): ♂ (N 433), leg. И. В. Загороднюк, 6.06.1988;

levis Miller — Украина, Закарпатская обл., окр. г. Ужгород и г. Мукачево (Закарпатская равнина): ♂ (N 623), leg. В. Иващенко, 10.1989, 2 ♀ (N 444, 445), leg. И. В. Жежерин, 16—18.07.1989.

levis Miller — Украина, Одесская обл., 10 км южнее г. Овидиополь, окр. с. Затока (Причерноморье, поле люцерны около устья лимана): ♂ (N 276), leg. И. В. Загороднюк, 20.06.1987;

incognitus Stein — Украина, Киевская обл., Чернобыльский р-н, с. Княжичи (Полесье, поля): ♂, leg. И. В. Жежерин, prep. Т. О. Жежерина, 21.05.1988.

Воздушно-сухие препараты хромосом приготовлены, окрашены и проанализированы по стандартным общепринятым методикам (см. Орлов, Булатова, 1983). Все измерения хромосом осуществлялись штангенциркулем (±0,1 мм) по фотоотпечаткам. Для сопоставимости данных размеры хромосом выражены в промиле от суммарной длины гаплоидного набора самки (*A*-индекс). Для количественной оценки морфологического типа хромосом использован центромерный индекс (*С*-индекс), как отношение короткого плеча хромосомы к её общей длине.

Я искренне признателен своим коллегам из Института зоологии АН УССР (Киев) за предоставленные материалы.

Описание кариотипов

iphigeniae (Горный Крым). По первоописанию эта форма характеризуется наиболее примитивным и нетипичным для других подвидов хромосомным набором: крупные гетероморфные Х-хромосомы и 12 пар мелких *А*-центрических аутосом, 2n = 46, NF = 68 (Боднарчук, Гайченко, 1973). В последствии было отмечено (Малыгин, Орлов, 1974; Малыгин, 1983), что крымские *arvalis* следует относить к форме "*obscurus*", но дополнительное описание их хромосом не приведено. У изученных нами особей оказался обычный для формы "*obscurus*" хромосомный набор с нормальными половыми хромосомами и 10 парами *А*-центриков, NF = 72 (рис. 1, *б*, см. 3-ю стр. обложки).

brevirostris (Предкавказье). Для ряда популяций обыкновенной полевки из Предкавказья описаны сходные хромосомные наборы и установленные нами хромосомные

числа — 2n = 46, NF = 72 — соответствуют ранее опубликованным (Воронцов и др., 1984) и приводимым здесь для формы *iphigeniae*. Указание на относительно крупную *M*-центрическую *Y*-хромосому (Дзуев, Малкаров, 1976) не подтверждено.

transuralensis (Южный Урал). За единственным исключением, хромосомный набор включает типичные для формы "*obscurus*" 10 пар мелких *A*-центриков, 2n = 46, NF = 72. У одной особи из окрестн. Курлин первая пара маркерных *St*-центриков гетероморфна (рис. 1, *в*) — один из гомологов является *A*-центрическим и несколько более крупным (имеется блок прицентромерного гетерохроматина). Ранее эта структурная перестройка зафиксирована для полевок из ряда других популяций восточной части ареала *arvalis* s. l. (см. ниже).

obscurus (Горный Алтай). Как и у предыдущей формы, 2n = 46 и NF = 72 (см. рис. 1, *в*). Две особи из 10 изученых (♂ N 577 и ♀ N 620) являются структурными гетерозиготами по перестройке, аналогичной той, что выявлена у полевок с Южного Урала.

duplicatus (Валдайская возвышенность). Валдайская популяция до сих пор не анализировалась кариологически. В отличие от рассмотренных выше форм у неё иная морфология ряда аутосом — из 17 пар второй размерной группы только 4 двуплечие, остальные — *M*/*Sm*-центрические, NF = 84 (рис. 1, *а*). Кариотип идентичен описанным для большинства европейских популяций (см. Zima, Kral, 1984).

levis (Закарпатье и Причерноморье). Кариотипически неотличима от *duplicatus*, 2n = 46, NF = 84. Ранее описанные ее особенности 5—6 пар мелких *A*-аутосом и необычные половые хромосомы (Raicu et al., 1969, Гайченко, 1977) не нашли своего дальнейшего подтверждения (Matthey, 1969; Загороднюк, 1985).

incognitus (Полесье). При анализе умеренно спирализованных метафазных пластинок кариотип не отличим от описанных выше — 2n = 46, NF = 84. Однако немалая часть клеток характеризуется тем, что ни одна из хромосомных пар не является строго *A*-центрической в связи с наличием у 4 исходно акроцентрических пар хорошо выраженых небольших вторых плеч.

Таким образом, во всех изученных популяциях 46-хромосомных *arvalis* s. l. зарегистрированы только два фиксированных типа хромосомных наборов — с NF = 72 (*iphigeniae*, *brevirostris*, *obscurus*, *transuralensis*) и с NF = 84 (*duplicatus*, *levis*, *incognitus*).

Изменчивость кариотипа

N F - в е е р 4 6 - х р о м о с о м н ы х *Microtus arvalis* s. l. Наиболее вариабельной частью кариотипа обыкновенной полевки является группа средне-мелких аутосом. Вся зарегистрированная изменчивость связана с изменением соотношения числа одно- и двуплечих аутосомных пар этой группы. Всего таких пар 17, т. е. формально допускается существование 18 NF-типов — от NF = 92 (все хромосомы двуплечие) до NF = 58 (17 пар акроцентрических аутосом). Из этого числа к настоящему времени выявлено и описано 13 NF-форм (табл. 1). Всё это многообразие обычно сводят к существованию двух основных рас «*arvalis*» (NF = 80—90) и «*obscurus*» (NF = 66—74) (Малыгин, Орлов, 1974; Малыгин, 1983). Другие авторы (Kral, Liapunova, 1975), напротив, считают такую трактовку упрощенной, признавая как минимум 6 хромосомных рас.

Впервые кариотип *Microtus arvalis* описан Рено и Маттеем (цит. по Kral, Liapunova, 1975) в 1937 г., установившим 2n = 46 и NF = 58 (практически все мелкие аутосомы — акроцентрики). В дальнейшем эти данные с разной степенью подробности воспроизводились и дополнялись (Matthey, 1952, 1957, 1969, и мн. др.). Однако используемые в то время методы приготовления давленных препаратов не позволяют однозначно принимать описания морфологии мелких пар хромосом, хотя для ряда форм они до сих пор не уточнены. Так, для *orcadensis* установлено NF = 58 (Matthey, 1951), и это число включено во все последующие сводки (Kral, Liapunova, 1975; Орлов, Булатова, 1983 и др.).

С другой стороны, почти целиком метацентрический кариотип описан для *Microtus* cf. *arvalis* из Западных Карпат, NF = 90 (Kral, Liapunova, 1975). Наряду с наличием 16 пар мелких метацентриков авторы отметили отличную от стандарта морфологию ряда аутосом и их неподразделенность на два размерных класса. Подобный кариотип

Таблица 1. Распределения выделяемых и признаваемых в разных сводках NF-кариоморф 46-хромосомных *Microtus arvalis* и соответствующие числа пар одно- и двуплечих аутосом второй размерной группы.

Число плеч, NF	92	90	88	86	84	82	80	78	76	74	72	70	68	66	64	62	60	58
Число *m*-пар	17	16	15	14	13	12	11	10	9	8	7	6	5	4	3	2	1	0
Число *a*-пар	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Kral, Liapunova, 1975		+			+	+				+	+		+				(+)	(+)
Малыгин, 1983																		
Все работы		+		+	+	+	+			+	+	+	+	(+)				
Все работы	+	+		+	+	+	+			+	+	+	+	+			+	+
Данная работа				(+)	+					(+)	+							
Таксон					*M. arvalis*								*M. obscurus*					

одновременно был отмечен у 3 экз. из двух местностей Югославии (Živković et al., 1975). Возможно, эти данные следует относить к другому виду (*Terricola* sp. ?, неполная раскладка *Erinaceus?*). Подобная ситуация имела место, когда экземпляр с 2n=46 из робертсоновского веера *Terricola daghestanicus* с NF=92 был принят за новую хромосомную форму *arvalis* (Ляпунова, Ахвердян, 1986).

Первоначально описанные как новые хромосомные формы «винницкая» с NF=80 и «горная» с NF=68 (Боднарчук, Гайченко, 1973; Гайченко, 1976, 1977) при дальнейшем изучении оказались кариологически идентичными ранее выделенным двум основным формам *«arvalis»* и *«obscurus»*, соответственно (Загороднюк, 1985; данная работа). Значения NF в обоих случаях оказались заниженными на 4, что можно отнести на счет неизбежных издержек при анализе сильно спирализованных хромосом. Вероятно, подобная методическая тонкость имела место при описании формы с NF=66 из Поволжья (Белянин, Сонин, 1978), поскольку в последующем в этом регионе отклонения от NF=72 не были выявлены (Малыгин, 1983, Стойко, 1987).

Загадочная форма с NF=82 и «множественными половыми хромосомами» из-под Бухареста (Raicu et al., 1969) * недавно «закрыта» её первооткрывателями (Raicu et al, 1986). То же произошло и с «закавказской» формой с NF=74 (9 пар акроцентриков; Kral, Liapunova, 1975), переописанной в последствии как имеющей 10 акро-пар (Малыгин, 1974; Козловский и др., 1988 и др.), т. е. идентичной типичным *obscurus* и *brevirostris* с NF=72 (см. выше). Практически та же участь постигла северокавказских (Дауев, Малкаров, 1976) и новосибирских (Kral, 1972) *alvalis* s. l. с 11 акроцентрическими парами, NF=70 (см. Kral, Liapunova, 1975; Воронцов и др., 1984). Для периферийного изолята *asturianus* из Пиренеев недавно отмечено 5 *А*-пар, NF=82 (Burgos et al., 1989), хотя из ранее опубликованных данных следовало стандартное для европейской расы NF=84 (Niethammer, Winking, 1971).

Помимо этих NF-форм, описаны также полевки с 3 парами мелких акроцентриков, NF=86, выявленные в нескольких местностях Австрии и Болгарии (Kral, 1975; Kral et al, 1979; Gamperl, 1982). В этом случае разные NF-формы анализировались в одних и тех же работах. Тенден-

* Исходя из данных, представленных в этой работе (рис. 2), «X_1» и «Y_1» — гомологи 1—3 аутосомных пар, «X_2» — собственно Х-хромосома, «Y_2» — гомолог наиболее крупной А-центрической пары аутосом, а наименьшая аутосома набора — собственно Y-хромосома.

цию к увеличению NF до 86 (3 *А*-пары) у полевок из Прибалтики отмечают при анализе литературных данных Kral и Liapunova (1975).

Таким образом, становится очевидным, что при значительном формально-регистрируемом NF-разнообразии изменчивость может быть сведена к двум основным типам с NF=72 и NF=84. NF-вариации внутри этих хромосомных рас выявлены в тех же местностях, откуда до этого или впоследствии описаны основные кариотипы.

Полиморфизм аутосомной пары *«comvar»*. В кариотипе большинства видов полевок хромосомы этой пары легко диагностируются уже благодаря своим большим размерам. Гомологичность «*comvar*» у разных видов Arvicolidae следует из результатов сравнительного изучения *G*-окрашенных хромосом (Орлов и др., 1983; Агаджанян, Яценко, 1984; Zima, 1984, Burgos et al., 1989). Предполагается, что эта аутосомная пара является 3-составной, и регистрируемая изменчивость определяется «переключением» латентных центромер, в результате чего образуются гомологичные ряды изменчивости на внутри- и межвидовом уровне (Загороднюк, 1988; Ляпунова, Загороднюк, 1990). Наиболее распространенный ее морфотип — *А*-центрический, обычен — *St*-центрический и наиболее редок — *М*-центрический. В связи с тем, что в ходе эволюции кариотипа *arvalis* сформировались 4 пары крупных двуплечих аутосом, *«comvar»* занимает в размерном ряду последнее место 1-й размерной группы и нередко обозначается как «пятая».

У *arvalis* s. l. основным морфотипом «*comvar*» является *St*-центрический и более редким — *А*-центрический, который, очевидно, был исходным для восточных форм надвида *(obscurus)*. Это предположение основано на том, что для А-морфотипа характерно наличие в прицентромерном районе крупного блока гетерохроматина и *NORs* (Козловский и др., 1988; наши данные), одновременное и независимое появление которых в географически удаленных популяциях, как это предполагает М. Р. Ахвердян (1989), представляется невероятным. Наиболее редким, отмеченным лишь у двух из 11 особей из Чехословакии, является полиморфизм этой пары по типу *St/M* (Zima, 1984, личн. сообщение).

Таблица 2. Относительная длина и центромерный индекс маркерных пар хромосом у серых полевок, имеющих полиморфные варианты аутосомной пары "comvar".

Таксон	2n	пара «comvar»				Х-хромосома		n	источник **
		осн/редк.	длина А, %	индекс С, %	отнош. к N2*	длина А, %	индекс С, %		
M. arvalis:	46	St/M							
duplicatus			7.90	·20.0	1.27	5.70	46.0	50	3
levis			8.18	22.8	1.45	5.59	46.7	16	1
в среднем			**8.04**	**21.4**	**1.36**	**5.65**	**46.4**		1
M. obscurus:	46	St/A							
iphigeniae			8.01	24.5	1.48	6.02	45.6	9	1
transuralensis			8.32	24.2	1.55	6.06	47.0	3	1
obscurus			8.60	21.0	1.37	6.20	46.0	30	3
в среднем			**8.31**	**23.2**	**1.47**	**6.09**	**46.2**		1
M. middendorfi	50	St/A	8.84	26.4	1.49	6.32	47.0	9	2
B. afghanus	58	St/M	7.64	23.3	1.38	5.94	46.4	7	4
T. subterraneus	52	St/M	8.50	23.6	1.42	6.50	47.0	100	5
Среднее на вид			**8.27**	**23.6**	**1.42**	**6.10**	**46.7**		1

Примечание. * имеется в виду 2-я (1-я за "*comvar*") пара аутосом исходного 54-хромосомного кариотипа, представленная у *Microtus arvalis* длинным плечом наибольшей пары М-центрических аутосом, образованной в результате центрического соединения пар NN 2+4 (Орлов и др., 1983). ** 1 — данная работа; 2 — измерения по фоторепродукциям из журналов (Гилева, 1972 и др.); 3 — Kral, Liapunova, 1975; 4 — Ляпунова, Загороднюк, 1990; 5 — Kral, 1972 и Kral, Zima, 1978.

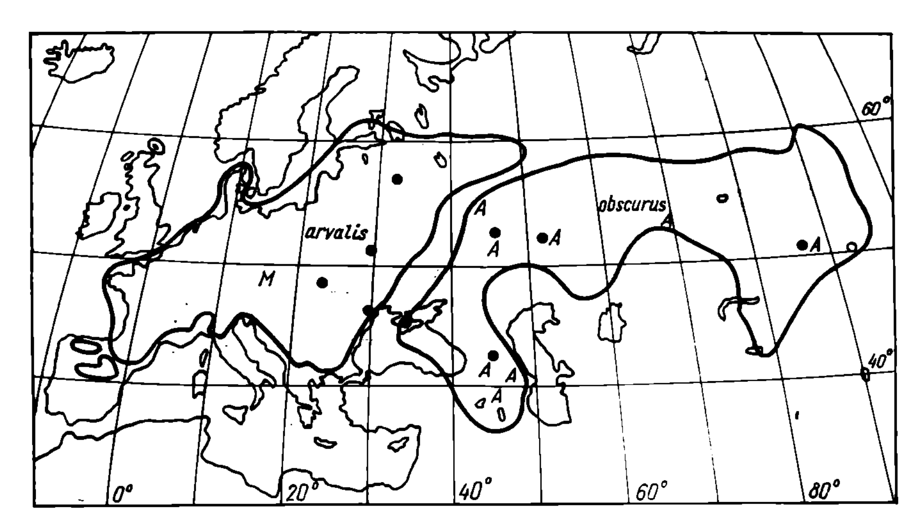


Рис. 2. Ареалы *Microtus arvalis* и *M. obscurus*, места сбора материала, представленного в данной работе и места выявления популяций с полиморфной аутосомной парой "*comvar*" (*A* и *M* — соответственно *A*-центрические и *M*-центрические морфотипы).

Структурная перестройка типа *A/St* зафиксирована у *arvalis* s. l. из Закавказья (Кулиев, 1978, Ляпунова, Ахвердян, 1986; Козловский и др., 1988), Восточного Казахстана (Раджабли, Графодатский, 1977 — уточняется по: Малыгин, 1983), Поволжья (Белянин, Сонин, 1978),Горьковской обл. (Воронцов и др., 1984), Южного Урала и Алтая (данная работа). Здесь же заметим, что широко распространенное мнение о ее находке в популяции *arvalis* из Пиренеев справедливо лишь формально, поскольку в этом случае инверсия затрагивает небольшой прицентромерный участок "*comvar*" (Gamperl, 1982).

Большинство выборок, в которых выявлены особи с измененной морфологией *«comvar» (St/A* либо *A/A)*, невелики, и судить о частоте этой перестройки сложно. В целом же этот тип полиморфизма широко распространен в восточной части ареала *arvalis* s. l. в пределах форм с малым числом NF (66—74, раса *«obscurus»*) и частота *A*-морфотипа составляет величину порядка p=0,05—0,15. Данные по географическому распространению структурных перестроек пары *«comvar»* представлены на карте (см. рис. 2). Очевидно, что полиморфные варианты этой пары — *St/A* и *St/M* маркируют различные хромосомные расы надвида — *«obscurus»* и *«arvalis»* соответственно (табл. 2).

Вариации *C*-гетерохроматина. Закономерности географической изменчивости числа *C*-блоков, локализованных у *arvalis* s. l. в прицентромерных районах части аутосом второй размерной группы и в Y-хромосоме, рассмотрены нами ранее. Тогда удалось установить, что в пределах каждой из хромосомных форм *«arvalis»* и *«obscurus»* число аутосомных *C*-блоков варьирует незначительно (соответственно 18—22 и 22—26) при высоком уровне совокупной изменчивости — 18—26 блоков на кариотип (Загороднюк, 1985). Кроме того, наблюдается определенная изменчивость формы и размеров Y-хромосомы, частично или целиком гетерохроматинизированной у части подвидов. У полевок формы *«arvalis»* практически во всех изученных популяциях Y-хромосома определяется как наиболее мелкий целиком гетерохроматинизированный элемент набора, тогда как у формы *«obscurus»* она неотличима по размерам от мелких аутосом, нередко определяется как *St*- или *Sm*-центрическая и не всегда *C*-положительна.

У обоих форм *C*-гетерохроматин неизменно присутствует в 6 парах двуплечих и 3 парах акроцентрических аутосом второй размерной группы. В остальных парах хромосом его наличие непостоянно и определяется, очевидно, функциональным состоянием ядрышкообразующих районов. Вероятно, последние у *arvalis* s. l. структурно связаны с *C*-блоками

и именно в связи с этим мы наблюдаем корреляцию между NF, числом *C*-блоков и числом *NORs*. Такая корреляция наблюдается и при рассмотрении изменчивости пары *«comvar»*, у которой *A*-центрический гомолог несет в прицентромерном районе структурно (а возможно и функционально) сцепленные *C*-блок и *NORs*, тогда как *St*-гомолог их не имеет.

Исходя из этого, можно предположить, что основная часть зарегистрированной к настоящему времени изменчивости связана с функциональной активностью генома. В подтверждение этому могут также служить два следующих факта. Во-первых, как отмечено выше, во всех местностях, откуда описаны необычные NF-формы, выявлены также полевки с нормальными кариотипами. Во-вторых, и это не менее важно, во всех подобных случаях были описаны только NF-гомозиготы, то есть изменчивость NF (а, следовательно, и *C*-блоков и *NORs*) носит ненаследственный характер и может быть определена как модификационная (в частности, на функциональную активность NORs и др. могут оказывать заметное влияние митогены).

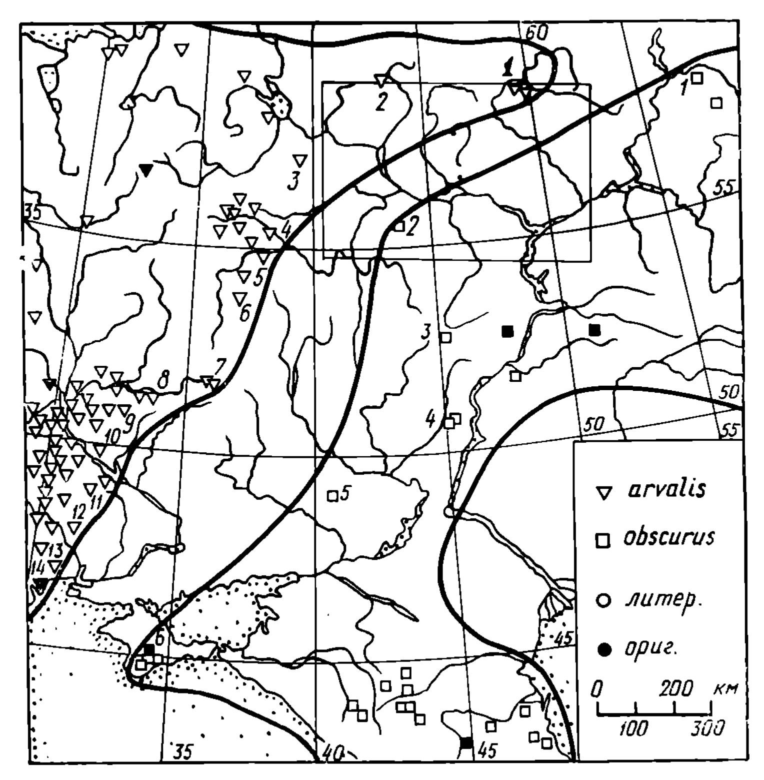


Рис. 30. Зона контакта ареалов *Microtus arvalis* (NF=84) и *M. obscurus* (NF=72) и известные места находок обоих видов по литературным (черные знаки) и оригинальным данным (белые знаки). Прямоугольным сектором выделена предполагаемая зона парапатрии. *Microtus arvalis* **(треугольники)**:

1.— Киров, окр. и 13 км восточнее, среднее течение р. Вятка (Малыгин, 1983); *2* — Костромская обл., Чухломский р-н, Тишково (ibid.); *3* — Ярославская обл., Ростовский р-н, Карачаево, берег оз. Неро (ibid.); *4* — Москва, Зюзино (ibid.); *5* — Московская обл., Серпуховский р-н, Пущино, пойма р. Ока (ibid.); *6* — Тульская обл., Крапивна, Ярцево (ibid.); *7* — Курская обл., Центрально-черноземный заповедник (ibid.); *8* — Сумская обл., Конотопский р-н, Бурынь (Тесленко, Загороднюк, 1986); *9* — Черниговская обл., Ичня (ibid.); *10* — Черкасская обл., Золотоношский р-н, Песчаное (ibid.); *11* — Черкасская обл., Каменка (ibid.); *12* — Николаевская обл., Арбузинка (Гайченко, Малыгин, 1975); *13* — Одесская обл., Коминтерновское (ibid.); *14* — там же, Овидиополь (данная работа). *Microtus obscurus* **(квадраты)**:

1 — Пермская обл., Лысьва (Малыгин, 1983); *2* — Ниже-Новгородская обл., Арзамас (Воронцов и др., 1984); *3* — Пензенская обл., Кондольский р-н, Краснополье (Стойко, 1987); *4* — Саратовская обл., Булгаковка и Широкое (Белянин и др., 1973); *5* — Ростовская обл., 20 км севернее Миллерово (Гайченко, Малыгин, 1975); *6* — Крымская обл., Симферополь (данная работа).

Таксономия

Из всего вышеизложенного следует, что комплекс 46-хромосомных *Microtus arvalis* s. l. по целому ряду хромосомных показателей распадается на две пространственно-генетические группировки. Очевидно, что придание им статуса хромосомных рас *«arvalis»* и *«obscurus»*, как это предлагалось до сих пор, не отражает их таксономической дифференциации, поскольку в данном контексте понятие «раса» лишено таксономического смысла. По вкладываемому в него смыслу оно, несомненно, должно относиться к таксону видового ранга хотя бы уже потому, что в данном случае оно применяется для обозначения групп подвидов, имеющих четкий разрыв по целому ряду признаков. Несомненно также и то, что некогда единый ареал *arvalis* был разорван на по крайней мере две части Днепровским оледенением, и в последующем ареалы этих двух дивергировавших форм вновь сомкнулись, не образовав переходную зону трансгрессии. Зона их контакта изучена недостаточно, однако, как видно из представленных на карте данных (рис. 3), обе формы парапатричны по крайней мере в северной части Восточной Европы, но ни одна гибридная особь до сих пор не зарегистрирована.

Как вид *Microtus arvalis* s. l. сформировался достаточно давно, примерно в период, предшествовавший Днепровскому оледенению, то есть около 120—150 тыс. лет (Рековец, личн. сообщ.). Исходя же из современного распространения *M. arvalis* и *M. obscurus*, можно предположить, что их становление и сближение их ареалов произошло в конце Валдайского оледенения, около 18—20 тыс. лет назад.

Опыты по экспериментальной гибридизации в лабораторных условиях продемонстрировали возможность получения гибридного потомства, что говорит о тесном родстве этих форм (Гайченко, 1977; Малыгин, 1983 и др.). Однако пониженные репродуктивные показатели для межрасовых пар (Малыгин, 1983) свидетельствуют о том, что в этом случае, когда нарушены механизмы этологической (выбор партнера), биотопической и других форм изоляции, имеются ограничения гибридизации, что позволяет предположить возможность дальнейшего слияния ареалов *arvalis* и *obscurus* с последующим образованием зоны симпатрии.

Данные из литературы позволяют утверждать, что между ними имеется и существенная морфологическая дифференциация. Разделение географических форм *Microtus arvalis* s. l. на два «адаптивных» типа — горных (Крым, Кавказ, Урал, Алтай и т. д.) и равнинных (равнины Центральной и Восточной Европы) с помощью методов многомерной статистики (см. Мейер, Дитятев, 1989) однозначно соответствует подразделению комплекса 46-хромосомных форм на две пространственно-генетических группировки (см. рис. 2). Это можно рассматривать как еще одно свидетельство таксономического разграничения *arvalis* и *obscurus*.

Из общего числа синонимов и близких к *arvalis* s. l. форм в синонимию *Microtus obscurus* следует включить 9 валидных названий: *Hypudaeus obscurus* Eversmann, 1841=*ilaeus* Thomas, 1912=*brevirostris Ognev*, 1924=*macrocranius* Ognev, 1924=*transcaucasicus* Ognev, 1924=*gudauricus* Ognev, 1929=(?) *transuralensis* Serebrennicov, 1929=*iphigeniae* Heptner, 1946=*innae* Ognev, 1950. За исключением этих форм и форм, относимых в настоящее время к 54-хромосомному виду-двойнику *Microtus rossiaemeridionalis* *, все остальные номинальные таксоны *arvalis* s. l. (Ellerman, Morrison-Scott, 1951, Павлинов, 1987) следует относить к собственно *Microtus arvalis* с 2n=46 и NF=84 **.

* К этому виду, исходя из оригинальных описаний таксонов и данных по распространению видов-двойников, следует относить формы *relictus* Neuhäuser, 1936, *muhlisi* Neuhäuser, 1936, *caspicus* Ognev, 1950, *epiroticus* Ondrias 1966, *subarvalis* Mejer et al., 1972.

** Статья представлена к публикации жюри Республиканской конференции молодых исследователей (Институт зоологии АН УССР, Киев, 24—27 апреля 1990 г.).

Ахвердян М. Р. Цитогенетика и систематика близких видов и видов-двойников полевок фауны Закавказья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук / АН СССР. Ин-т эвол. экологии и морфологии животных.— М., 1989.— 22 с.

Агаджанян А. К., Яценко В. Н. Филогенетические связи полевок северной Евразии // Сб. тр. зоомузея МГУ.— 1984.— 22.— С. 135—190.

Белчева Р. Г., Пешев Ц. Х., Раджабли С. И. Анализ хромосомного набора болгарской популяции обыкновенной полевки (Microtus arvalis) // Зоол. журн.— 1977,— **56**, вып. 2.— С. 315—317.

Белянин А. Н., Вениг Л. Л., Ларина Н. И., Сонин К. А. Особенности кариотипа обыкновенной полевки (Microtus arvalis Pall.) в Поволжье // Физиол. и популяц. экология животных.— Саратов, 1973.— Вып. 1—3. С. 66—72.

Белянин А. Н., Сонин К. А. Хромосомный полиморфизм обыкновенной полевки Microtus arvalis Pallas // 14 Междунар. генетич. конгр. : Тез. докл.— М., 1978.— С. 247.

Боднарчук Л. И., Гайченко В. А. Хромосомный набор обыкновенной полевки Горного Крыма (Microtus arvalis iphigeniae Heptner, 1946) // Вестн. зоологии.— 1973.— N 1.— С. 80—81.

Воронцов Н. Н., Ляпунова Е. А., Белянин А. Н. и др. Сравнительно-генетические методы диагностики и оценки степени дивергенции видов-двойников обыкновенных полевок Microtus arvalis и M. epiroticus // Зоол. журн.— 1984.— **63**, вып. 10.— С. 1555—1565.

Гайченко В. А. Хромосомный полиморфизм обыкновенной полевки Украины // Проблемы экол. и морфол. животных.— М.: Изд-во Моск. ун-та, 1976.— С. 6—8.

Гайченко В. А. Некоторые систематические и экологические взаимоотношения двух близких видов серых полевок подрода Microtus Schrank: Автореф. дис. ... канд. биол. наук / АН УССР. Ин-т зоологии.— Киев, 1977.— 24 с.

Гайченко В. А., Малыгин В. М. Некоторые вопросы систематики и распространения видов-двойников обыкновенной полевки на юге Европейской части Советского Союза // Вестн. зоологии.— 1975.— N 3.— С. 20—24.

Дзуев Р. И., Малкаров С. М. О распространении и биотопической приуроченности кариотипических форм обыкновенной полевки Кавказа // Фауна, экология и охрана животных Северного Кавказа.— Нальчик, 1976.— Вып. 6.— С. 136—141.

Загороднюк И. В. Об изменчивости кариотипа обыкновенных полевок // Вестн. зоологии.— 1985.— N 6.— С. 79—82.

Загороднюк И. В. Кариотип, систематическое положение и таксономический статус Pitymys ukrainicus // Там же.— 1988.— N 4.— С. 50—55.

Загороднюк И. В. Кариотипическая изменчивость и систематика серых полевок (Rodentia, Arvicolini). Сообщение I. Видовой состав и хромосомные числа // Там же.— 1990.— N 2.— С. 26—37.

Козловский А. И., Булатова Н. Ш., Новиков А. Д. Двойной эффект инверсии в кариотипе обыкновенной полевки // Докл. АН СССР.— 1988.— **298**, N 4.— С. 994—997.

Кулиев Г. Н. Изучение кариотипов обыкновенных полевок из разных географических точек Азербайджанской ССР // Изв. АН АзССР. Сер. биол. наук.— 1978.— N 5.— С. 84—88.

Ляпунова Е. А., Ахвердян М. Р. Хромосомный полиморфизм по числу плеч у *Microtus* arvalis в Армении // 4 Съезд Всесоюз. териол. о-ва.— М., 1986.— Т. 1.— С. 74—75.

Ляпунова Е. А., Загороднюк И. В. Нормальный кариотип и хромосомный полиморфизм афганской полевки, Microtus (Blanfordimus) afghanus (Rodentia) //Зоол. журн.— 1989.— **69**, вып. 4.— С. 151—154.

Малыгин В. М. Сравнительный морфометрический анализ кариотипов двух географических форм 46-хромосомной обыкновенной полевки (Microtus arvalis) // Там же.— 1974.— **53**, N 5.— С. 769—778.

Малыгин В. М. Систематика обыкновенных полевок.— М.: Наука, 1983.— 208 с.

Малыгин В. М., Орлов В. Н. Ареалы четырех видов обыкновенных полевок (надвид Microtus arvalis) по кариологическим данным // Зоол. журн.— 1974.— **53**, вып. 4.— С. 616—622.

Мейер М. Н., Дитятев А. Э. Применение линейного дискриминантного анализа в диагностике видов-двойников обыкновенной полевки (Rodentia, Microtus) // Там же.— 1989.— **68**, вып. 7.— С. 112—129.

Орлов В. Н., Малыгин В. М. Две формы 46-хромосомной обыкновенной полевки Microtus arvalis Pallas /// Млекопитающие (эволюция, кариология, систематика, фаунистика).— Новосибирск : Наука, 1969.— С. 143—144.

Орлов В. Н., Булатова Н. Ш. Сравнительная цитогенетика и кариосистематика млекопитающих.— М.: Наука, 1983.— 406 с.

Орлов В. Н., Яценко В. Н., Малыгин В. М. Гомология кариотипов и филогения видов группы обыкновенных полевок (Cricetidae, Rodentia) // Докл. АН СССР.— 1983.— **269**, N 4.— С. 236—238.

Павлинов И. Я. Отряд Rodentia Bowdich, 1821.— Грызуны // Павлинов И. Я., Россолимо О. Л. Систематика Млекопитающих СССР.— М.: Изд-во Моск. ун-та, 1987.— С. 127—227.

Раджабли С. И., Графодатский А. С. Эволюция кариотипа млекопитающих (структурные перестройки хромосом и гетерохроматин) // Цитогенетика гибридов, мутаций и эволюция кариотипа.— Новосибирск: Наука, 1977.— С. 231—248.

Стойко Т. Г. Исследование хромосомного набора обыкновенной полевки в Пензенской

области // Фауна и экология животных Поволжья.— М.: ВИНИТИ, 1987.— Деп. рукопись N 7712—В87.— С. 2—6.
Тесленко С. В., Загороднюк И. В. Виды-двойники надвида Microtus arvalis на Украине. Сообщение 2. Распространение Microtus arvalis // Вестн. зоологии.— 1986.— N 6.— С. 27—31.
Burgos M., Jiménez R., Guardia (Diaz de la) R. Comparative study of G- and C-banded chromosomes of five species of Microtidae // Genetica (Ned.).— 1988 / 1989.— **78**, N 1.— P. 3—12.
Ellerman J. R., Morrison-Scott T. C. S. Checklist of Palaearctic and Indian Mammals 1758 to 1946.— Tonbridge: Tonbridge Printers Ltd., 1951.— 810 p.
Gamperl R. Die chromosomen von Microtus arvalis // Z. Säugetierk.— 1982.— **47**.— S. 356—363.
Kral B. Chromosome characteristics of Muridae and Microtidae from Czechoslovakia // Acta Sci. Nat. Brno.— 1972.— **6**, N 12.— P. 3—69.
Kral B. A species of the genus Microtus (Microtidae, Mammalia) new for the fauna of Bulgaria // Zool. listy.— 1975.— **24**, N 4.— S. 353—360.
Kral B., Liapunova E. A. Karyotypes of 46-chromosome Microtus arvalis (Microtidae, Rodentia) // Ibid.— 1975.— **24**, N 1.— P. 1—11.
Kral B., Zima J., Herzig-Straschil B., Sterba O. Karyotypes of certain small mammals from Austria // Folia Zool.— 1979.— **28**, N 1.— C. 5—11.
Matthey R. La formule chromosomique de Microtus orcadensis Mill. // Rev. suisse Zool.— 1951.— **58**, N 1/4.— P. 201—213.
Matthey R. Cytologie comparée, systématique et phylogénie des Microtinae (Rodentia-Muridae) // Ibid.— 1957.— **64**, N 2.— P. 39—71.
Matthey R. Existe-t-il des chromosomes sexuels multiplex chez le campagnol Microtus arvalis Pallas? // Genetica.— 1969.— **40**, N 4.— P. 517—526.
Matthey R., Renaud P. La formule chromosomiale de Microtus arvalis (Pallas) // Acta Soc. helvec. sci. nat.— 1937.— **118**.— P. 157—158.
Niethammer J., Winking H. Die spanische Feldmaus (Microtus arvalis asturianus Miller, 1908) // Bonn. Zool. Beitr.— 1971.— 22, N 3/4.— S. 220—235.
Raicu P., Kirilova H., Hamar M. A new chromosomal sex-determining mechanism in Microtus arvalis Pallas // Genetica.— 1969.— **40**, N 1.— P. 97—102.
Raicu P., Duma D., Hamar M., Tuta A. Polimorfismu cromosomial la populatii alopatrice de Microtus arvalis Pall. si M. epiroticus // Anal. Univ. Bucuresti. Biol.— 1986.— **35**.— P. 75—81.
Zenzes M. T., Voiculescu I. Heterochromatin (C-band) in somatic and male germ cell in three species of Microtinae // Genetica.— 1975.— 45.— P. 263—272.
Zima J. A chromosomal banding study of Pitymys subterraneus (Arvicolidae, Rodentia) // Folia Zool.— 1984.— **33**, N 3.— P. 223—228.
Zima J., Kral B. Karyotypes of European Mammals. 2.// Acta Sci. Nat. Brno.— 1984.— **18**, N 8.— 62 p.
Živković S. Rimsa D., Ružić A., Petrov B. Cytogenetical characteristics, taxonomic status and distribution of the vole with 46 and 54 chromosomes of the Microtus arvalis group in Yugoslavia (Rodentia, Mammalia) // Arch. biol. nauka (Beograd).— 1975.— **26**, N 3/4.— S. 123—134.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР (Киев)

Получено 02.08.90

Karyotypic Variation of 46-chromosome Forms of the Vole Group of Microtus arvalis (Rodentia) (a taxonomic evaluation). Zagorodnyuk I. V.— Vestn. zool., 1991. N 1.— A revision of existing data on the NF-variation in common voles. Distributional regularities for the voles with different chromosomal characteristics (NF, C-band, NORs, marked structural mutations) are analyzed. A considerable part of revealed variations (NF=58-90, C-band=18-26 etc) are shown to be defined by differences in individual activity of vole genomes, data interpretations and procedural deviations. Findings of new NF-forms in all cases were made parallel with the occurrence of normal karyotypes and all of them were described as NF-homozygotes. Such type of variability has been determined as modificational. Studied polytypic and polymorphic unit has been divided in the two space-genetical groups with species range — *Microtus arvalis* (s. str.) with NF=84 and *M. obscurus* with NF=72. All data of craniometry, hybridization and chromosomal polymorphism in some geographic populations of *M. arvalis* s. l. agree with such taxonomic division. Total list of valid synonyms of *M. obscurus* and maps of geographic range of both species with special analysis of their contact zone are given.